第23卷 第1期 昆 虫 学 报 Vol. 23, No. 1
1980 年 2 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Feb., 1980

植食性昆虫食性的生理基础

钦 俊 德
(中国科学院动物研究所)

一、引 言

昆虫与植物的关系,早就被认识到是生物学中一个值得研究的课题,在理论上和应用上都有重要的意义。据统计,已描述的昆虫种类中,植食性昆虫总数在三十五万种以上(Hedin 等,1974)。它们对植物的种类和取食部分都有一定的选择性,这种现象构成"食性"这一概念的主要内容(钦俊德,1962)。现有的高等植物很少能避免昆虫的取食为害;有的对昆虫的取食产生特种反应(Ryan 和 Green, 1974),但一般均以本身变动着的营养成分和次生代谢物影响昆虫的行为、生长发育和生殖。昆虫和植物的这种关系是经长期演化而形成的,虽在因果方面何者起主导作用尚有不同的见解(Ehrlich 和 Raven, 1964; Jermy, 1976),但一般认为两者的相互作用对各自的种群盛衰和种类分化均可产生一定的影响(van Emden 和 Way, 1973; Harris, 1973)。从人类的利益来讲,农林害虫的经济重要性取决于食料植物的种类,取食部位和取食量。怎样利用植物可变的理化因素使昆虫的取食为害处于经济阈值以下,理应成为害虫治理的一个重要组成部分(Maxwell, 1972)。

最近十多年来对昆虫与植物之间的关系进行了大量的试验研究,积累了丰富的资料(Hedin 等,1974; Kogan, 1977; Staedler, 1977)。但由于研究的重点不同,对植食性昆虫的食性有不同的解释。一般都认为食性决定于很多因素,包括昆虫的感觉行为和营养代谢,并受环境条件的控制。从植物来讲,其中起主要作用的是化学因素。植物的化学因素至少,可分为如下两类:其一是"信号"物质,特别是次生代谢产物,由于它们常有植物属、种的特异性,故对昆虫可作为适宜食料植物的"信号";另一是营养成分,即取食后经消化吸收可转化为虫体成分,或有特殊生理功能和经降解产生能量的物质。现已大体证明各种昆虫对这类物质的需要基本相同,但对不同植物的消化利用和转化效率不同。以前对这两类因素在决定食性的重要性方面有不同意见。最近十多年的试验研究结果使争端渐趋平息。目前,对食性的理解和认识正在深入。但问题是复杂的,有很多方面尚待更多的工作来作进一步的阐明。从昆虫的行为和生理着眼,如下几个问题是关键性的,值得我们仔细思考:1. 植食性昆虫在自然环境中是怎样找到它们的食料植物的? 2. 昆虫在取食时怎样辨识适宜的食料植物? 3. 取食量是受什么因素调节控制的? 4. 植物被取食后的营养效应一般显示于昆虫的存活、生长发育和繁殖率,植物显示种间和种内差异的原因何在? 5. 昆虫对植物中的有毒成分是怎样克服和适应的? 这些问题也即为昆虫与植物建立营养

本文于 1978 年10月收到。

关系中各个阶段所显示的关键问题，研究它们所获得的结果，同样可应用到非植食性的昆虫中去。以下根据最近十多年来对这些问题的研究结果进行综述和评论。

二、昆虫对植物的定向和趋性反应

植食性昆虫对于食料植物，是经一系列由遗传和生理因素所决定的行为活动来建立营养关系的。在具体的条件下，这些活动的发生有一定的顺序，包括从一定距离外对植物的定向和趋性反应，到达并停留在植物上开始探测、咬食或刺吸的动作；如果反应适宜，可继续取食直至饱餐。自此之后，以此植物作为食料，并可产生某种聚集外激素招引同类的其它个体，如取食葫芦科植物的黄瓜叶甲 *Diabrotica* 和黄瓜条叶甲 *Acalymma*（Howe 等，1976）。如果对此植物嗜食的部分消耗殆尽，或有其它因素不能满足继续停留取食的要求时，便可离去，重复上述步骤来与另株植物建立营养关系。多数双翅目、膜翅目和鳞翅目的植食性种类，其成虫与幼虫的食物不同，植食性幼虫的食料植物主要由雌虫在产卵时决定。所以雌虫对产卵场所的选择，也即对下代幼虫食料植物的选择，两者大体符合。

植食性昆虫与食料植物按一定的程序或步骤来建立营养关系，而这些步骤互相衔接，犹如连锁，所以可称为连锁反应。十多年来的研究，对各阶段所造成的正的或负的反应因素，曾给予专门名词来描述所起的作用，如引诱因素、驱斥因素、停留因素、聚集因素、诱食因素、助食因素、抑制因素等。例如根据滨村（Hamamura，1970），桑蚕 *Bombyx mori* 的取食决定于三个因素：引诱因素、咬食因素、和吞食因素，引诱因素包括柠檬醛（$C_{10}H_{16}O$）、乙酸里哪酯（$CH_3CO_2C_{10}H_{17}$）、里哪醇（$C_{10}H_{18}O$）和乙酸萜品酯（$CH_3CO_2C_{10}H_7$）；咬食因素有-β谷甾醇、异栎素和桑色素；吞食因素有糖、肌醇、纤维素、二氧化硅和磷酸钾。对于化学成分曾有流行的方案分为异激剂（allomones）和兼激剂（kairomones），前者包括忌避剂、抑制剂、抗生物质等，后者包括引诱剂、助食剂等，总称为交互作用剂（allelochemics）；这些都是化学生态学的物质基础（Whittaker，1970）。对于影响或控制昆虫取食行为的植物化学成分，Hedin 等（1974）和 Kogan（1977）曾加以总结。

近年来，很多研究进一步证明植食性昆虫在一定距离外对植物的定向和趋性反应是通过视觉和嗅觉，以及对湿度的感觉作为引导的。但在不同昆虫中可能很不一致，今举数例来说明。

最近曾试验过苹实蝇 *Rhagoletis pomonella* 成虫对颜色、物体形状和大小的视觉辨识能力（Moericke 等，1975）。在林间飞行的实蝇对涂成绿色、黄色或橙色的一定平面和约为苹果大小的深色球形有趋性。这种趋性代表实蝇寻找食物或产卵场所的活动，反映它们能借视觉辨识植物的颜色和形状。据测定，绿色叶片和强引诱力颜色的平面反射日光的能量峰波长为 500—600 纤米，高峰在 550 纤米左右；实蝇色视觉的波长范围为 300—600 纤米，颜色的引诱力决定于波长而不决定于亮度。球形物体本身反射辐射微弱，但实蝇飞行时离地面仅约二米，试验模型与光亮背景对比之下能引起飞行实蝇的视觉反应。另有试验表明实蝇对树的趋性不决定于叶片所散发的气味。

有试验表明粉虱、蚜虫等对植物的远距离定向主要是通过视觉，而非通过嗅觉（Vaishampayan 等，1975；Kennedy，1976）。多食性的温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 可为害 200 种左右的植物，常根据叶片的颜色聚集，造成不同程度的为害。开始时不嗜食的

黄色巴豆（*Croton*）叶比嗜食的绿色菜豆（*Phaseolus*）叶可诱集更多的飞行个体在其上停留，但15分钟后在巴豆叶上仅剩下原来的9%，而在菜豆叶上仍保留着63%。昆虫对颜色的视觉反应虽不能用来辨识适宜的食料植物，但有可能在刺吸或咬食时对化学刺激产生增效作用。飞行的蚜虫对食料植物选择中的定向反应非常有限。现有证据说明它们借视觉而非借嗅觉来进行定向。故对适宜食料植物的选择主要决定于停歇后的停留因素刺激作用。

植物所散放的挥发性物质对昆虫引起的嗅觉反应，是另一个影响昆虫定向的因素。长期来曾对步行或飞行昆虫应用嗅觉计、风洞（wind tunnel）等方法进行研究。沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 以触角上的感器在一定距离外测知草的气味，饥饿的蝗虫以顶风的行动来到达食源(Haskell 和 Schoophoven, 1969)。分布在触角上的锥形感器和腔锥感器能对各种脂肪酸和绿色植物中分布很广的乙烷、乙烯衍生物以及芳香族物质有反应。这种嗅觉刺激能造成中枢神经系统在选择食物前的条件化。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 成虫对食料植物的嗅觉反应很早就用嗅觉计试验过（McIndoo, 1926)；近年来用能控制气流速度的风洞来进行试验，注意到空气湍流量的影响（de Wilde 等，1969；Visser, 1976；Visser 和 Nielsen, 1977)。马铃薯甲虫和其它有些甲虫相似，在行走中的成虫有正的趋风性，这种反应可为生长到一定阶段的马铃薯叶片的气味所加强，为某些非食料植物的气味所减弱。切除触角末端四节后失去趋风性和化学趋风性。在此四节上分布着触角99%的毛状化学感器，它们也是气流的感器。在田间，行走的成虫能找到在6米外上风位置的马铃薯植株。马铃薯叶片的气味可对飞行中的成虫诱导停留作用（de Wilde, 1974)。

马铃薯微叶蝉 *Empoasca devastans* 对植物的定向是借植物本身的感觉刺激和背景的感觉刺激的引导而到达植物上的；不同的感觉刺激的综合模式引起不同性质和不同程度的行为反应(Saxena, 等 1975)。植物所散发的湿度和气味的刺激能诱到叶蝉的距离仅约1厘米。植物的背景因素如灌溉后的湿气可在更远的约180厘米的距离引诱到叶蝉。植物所产生的视觉刺激，特别是颜色，能诱到叶蝉的最大距离为360厘米。不同方向和不同距离的同种植物，以最近的具有更大的引诱作用。所以叶蝉在觅食时的定向，先是对植物的视觉刺激起反应，以后到达湿度可引起反应的位置，最后到达植物气味能起作用的范围而找到了植物。不同的感觉刺激能互相调节，使叶蝉以不同的机制进行定向。当叶蝉感受到同种或不同种植物和它们的背景所产生的感觉刺激，而刺激来自一个以上的源点时，它们相互的关系和作用决定昆虫的反应。例如视觉刺激不一定与植物所产生的湿度或气味刺激配合一致；如能配合一致，叶蝉的分布便较为集中；如果不一致便较分散。由此可见引起反应的刺激，其程序的先后取决于昆虫能感受的距离，对叶蝉按次为视觉刺激、湿度、植物的气味。严格来讲，前两者无食料植物的种类特异性，而由植物散放的次生代谢物的气味有种类的特异性。适宜的食料植物使叶蝉起停留作用，不适宜的植物使它再产生觅食运动。

根据上述的例子，可知植食性昆虫对在一定距离外的食料植物的定向是与植物建立营养关系的第一步，是以视觉、嗅觉、以及对湿度的感觉等作为引导的。在它所受到的感觉刺激中，只有食料植物所散发的气味有种类的特异性，但仅在较近的距离或有气流携带方能起作用。昆虫的生理状态对行为活动起着决定性作用，并与昆虫是在飞行中还是在

行走中、化学刺激是直接作用还是与视觉刺激起协调作用、以及是用趋性(taxis) 还是动态(kinesis) 作为反应机制等问题有密切关系。Kennedy (1977) 和 Shorey (1973) 曾讨论过昆虫对一定距离外的植物或其它气味源点的嗅觉反应机制。可以认为昆虫对远距离植物的定向常缺乏种类的特异性，须借扩大活动和试探的范围来增加找到适宜食料植物的机会;要准确辨识适宜的食料植物,还有待于另阶段中更为精确的感觉机制。

三、对食料植物的感觉辨识作用

现有的试验结果均表明植食性昆虫只有对近距离或直接相接触的植物方能辨识其是否为适宜的食料植物,其中起作用的因素主要是植物的化学成分,其它因素或性状常处于协助的地位。植物的化学成分中有一部分由于有挥发或渗透作用，平时可释放到植株附近的空气中或土壤中,造成一定的浓度梯度;也可积累在植株的表面。如果精密测定叶面的气体和固体成分,可见到在叶面上有一层为分子力所固定的静止空气,它外面是层状界层 (laminar boundary layer),它不受与叶面并行的气流的骚扰。此界层向外渐进入湍流界层(turbulent boundary layer)，则受气流的骚扰 (Gregary, 1973)。层状界层在低温的静止空气中最厚，在夏季它的厚度可降低到 1 毫米。水蒸气和二氧化碳及叶内其它挥发性物质的蒸气可透入此界层中,特别当叶面温度在日光中到达 10℃ 以上时。其中最常见的挥发性物质有 β-γ 已醇、α-β 已醛、以及按不同植物种类所产生的香豆素、香叶醇、蒌叶酚、柠檬醛、蒎烯、苎烯等等,它们在植物的分类上常有一定的重要性。叶面外层有 1—13 微米厚的表皮，其主要成分为聚合的羧酸和羟羧酸分布于蜡质所形成的角质。角质外表常有一层以晶体形式存在的蜡质，并按植物不同部位而不同。表皮蜡质最常见的成分为正烷、正伯醇、脂肪酸和蜡酯,其中不少是有挥发性的。由于很多昆虫的体形微小,以致叶片的空气界层带着各种挥发性物质能包围停歇在叶面的昆虫，使它们不断处于有嗅觉刺激的环境中。昆虫的接触化学感器与植物表面的化学成分接触而引起味觉。如果昆虫处于饥饿状态时对叶片进行咬食或刺吸，便使化学感器能接触叶内成分，进一步感受化学刺激,从而辨识此植物是否为适宜的食物。现就嗅觉和味觉在辨识食料植物所起的作用分别叙述如下。

1. 嗅觉　昆虫的嗅觉感器有多种形式,包括毛形感器、锥形感器、腔锥感器、坛形感器、板形感器等,分布于触角和下颚须以及有些昆虫的产卵器等部位。近年来由于电生理研究技术的发展,嗅觉感器对于挥发性物质刺激的反应比从前有更进一步的了解 (Dethier 和 Schoonhoven, 1969)。一般来讲,嗅觉感器可按其反应谱的范围分为特异型和普通型两类;前者仅对专一的物质起反应，如蜜蜂的雄蜂对母蜂"蜂后物质"的感器；后者的反应谱较广，对某些挥发性物质显示增加或降低内导神经脉冲频率等反应特点。如果植食性昆虫对食料植物特有的气味具有特异的嗅觉感器，那么辨识就很方便，并可达到很精确的地步。在有些昆虫中，这种辨识气味的方法确是发展到一定程度；例如大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 幼虫的嗅觉感器对黑芥子硫苷酸钾及其分解产物烯丙异硫氰酸起反应;类似的感器存在于甘蓝种蝇 *Hylemyia brassicae*、可能还有甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 的触角上。大松象甲 *Hylobius obietis* 的触角嗅觉感器细胞的反应非常专一，只对食料植物主要萜类如 α-和β-蒎烯和莰烯有反应 (Staedler, 1977)。

另一种方法是以非特异的感器，组合不同的脉冲来产生大量的感觉内导模式。例如烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫的触角锥形感器有 16 个双极神经细胞，对嗜食的番茄，能取食的青菜和拒食的牻牛儿苗（*Erodium stephanianum*）的不同气味起反应，电生理显示出增加、减少或维持不变脉冲峰基本频率，以及改变潜伏期、频率增加速率、适应率、频率增加和降低的交互发生等现象。这些反应模式是可以重复的，对一定成分的反应是一致的。天蛾幼虫此种感器中的两个细胞对番茄气味的反应脉冲增加的速度、所达到的最高点、以及适应的速度均相同。这两个感觉细胞对牻牛儿苗的气味也有反应，但峰频增加；其中一个细胞的反应潜伏期较短，到达高频较快，当另一细胞尚在上升阶段它已开始适应。这种变化反映感觉细胞的敏感性不同，它们所造成的脉冲内导使中枢神经系统能识别不同的嗅觉刺激。这在诱导咬食反应非常重要（Dethier, 1973）。

2. 味觉 味觉也即接触化学感觉，在食料植物的选择中起重要作用，对此曾有很多综评（Schoonhoven, 1969, 1972; Ishikawa 等, 1969; Staedler, 1977）。味觉感器分布于下颚须，下唇须、内唇、和跗节等处；用电生理方法被研究得最多的是栓锥感器，毛形感器和刺形感器。如桑蚕、烟草天蛾幼虫和大菜粉蝶幼虫下颚的外颚叶上有两个栓锥感器和取食习性有密切关系。这两个感器各自除具一个机械感受细胞外，其余四个均是化学感受细胞。不同感器中相应细胞的反应谱不同：有的较广，有的可能仅对少数相关的成分起反应，一般与在自然条件下的食物化学成分相适应。烟草天蛾幼虫下颚的外颚叶中央栓锥感器有仅对肌醇起反应的细胞，而侧栓锥感器的抑制剂感觉细胞可受多种不同物质的刺激：水杨苷的刺激效应最强烈，一定浓度的根皮苷、黑芥子硫苷酸钾、茄苷、和锦葵色素苷有较弱的刺激效应。有一个细胞感受茄科植物中的植物碱如番茄苷、垂茄苷、茄苷的刺激。大菜粉蝶幼虫的情况便很不相同：每个感器有对芥子油糖苷敏感的细胞，但作用并不完全相等。在侧栓锥感器的细胞除有一个对糖起反应外，尚含有对 12 种氨基酸敏感的细胞，其中脯氨酸、半胱氨酸和甲硫氨酸有最大的刺激作用。第四个细胞对某些花色素苷如花葵苷、锦葵色素苷、花青素甘露苷等敏感。各感器的敏感性取决于各感觉细胞，例如刺激作用最强的氨基酸其刺激阈值约为 10^{-3}M，但蔗糖对糖敏感的感觉细胞的刺激阈值低于此值 10 倍。侧栓锥感器是一个顶端有孔的典型味觉感器但对切叶的气味有反应，而中央栓锥感器都无此种作用（Staedler, 1977）。

非但如此，在鳞翅目中即使非常接近的种类，由于食料植物不同，味觉细胞的反应机能也很不同，例如以苹果叶为食的苹果巢蛾 *Yponomenta malinellus* 有感受山梨醇刺激的感觉细胞，山梨醇存在于多数蔷薇科植物中，而和它接近的柳黑斑巢蛾 *Y. rorellus* 则缺乏此种细胞。

当同种鳞翅目幼虫的味觉感器受植物液的刺激所引起的神经冲动模式互相比较时可见到有很大的变异性；除个体差异外，还可由幼虫的不同龄期和当时食物中的成分等因素引起。例如烟草天蛾幼虫对水杨苷和肌醇敏感的细胞在五龄第二和第三天显示最佳的反应，而在五龄刚开始或化蛹前敏感性下降 25%。如在食物中多加这两种成分，可使其敏感性降低，脉冲频率下降 40%。不同感觉细胞的敏感水平是独立变化的，所以复合的刺激对不同的细胞所引起的脉冲模式可以有很大的变化。这种神经内导的变化，可能是造成不同行为反应的基础（Schoonhoven, 1976）。

目前受人注意的一个问题是应用人工饲料来诱导某些昆虫改变食性；烟草天蛾幼虫是常用的材料（Jermy 等，1968；Yamamoto，1974；Staedler 和 Hanson，1978）。对此见到挥发性小的非极性物质起主要作用；极性物质也有刺激作用，但和物理因素一样，在识别植物的过程中并不重要。试验的结果说明昆虫对食物的辨识作用决定于对复杂的化学信息的感受，其中极性和非极性物质分别起作用，所诱导的嗜食性在于对拒食剂的反应降低，对助食剂的反应加强，或两者兼有之。用来做诱导嗜食试验的昆虫除烟草天蛾外，尚有大菜粉蝶、非洲粘虫 *Spodoptera exempta*、美洲棉铃虫 *Heliothis zea*、以及天蚕蛾 *Callosamia prometha*、蛱蝶 *Limenitis archippus* 等（Hanson，1976），诱导的效果因昆虫的种类而不同，一般不足克服对叶片的嗜食作用，对原食料植物的嗜食作用只能改变到较小的程度。

除大菜粉蝶幼虫对黑芥子硫苷酸钾有特异的味觉感器细胞等少数例子外，很多寡食性种类中至今尚未发现它们食料植物有作为"信号"刺激的特殊成分和相应的感器；糖、肌醇的感器虽在很多昆虫中已被确定，它们与取食活动的关系已被查明，但由于这些成分在植物中分布普遍，不能作为对食料植物选择的基础。因此，Jermy 等（1966）提出对食物的选择，可能主要根据是否存在着负的反应，也即昆虫主要取食无拒食作用的物质而非由于有助食作用的物质。但昆虫对植物的取食或拒食，可认为在连续行为谱上的不同位点；不同程度的嗜食和拒食反应，是由正负两方面的刺激以不同比例混合所造成的结果。这种现象可由分别对有拒食和嗜食效应物质有特异反应的感器细胞所造成；因此，嗜食程度的不同完全是定量性质的。

从大菜粉蝶幼虫的试验，见到对混合于琼脂中的蔗糖的取食反应可因有黑芥子硫苷酸钾而加强。但从电生理的记录可看到这些成分作用于不同的感觉细胞，所以增效并非由于在感器水平上的相互影响，而似乎是在中枢神经系统的不同部位的综合作用所造成。从下颚化学感器的内导信息可在食管下神经节综合，触角上嗅觉感器的内导信息可在脑综合。从这两个中心的外导信息可能再合起来在更高的水平进行综合。

Dethier（1973）比较了几种食性不同的鳞翅目幼虫下颚味觉感器对植物液汁的电生理反应，其中包括三种食料植物不同的凤蝶，与一种凤蝶有一种相同食料植物的天幕毛虫，和三种取食同种植物的单食性种类。结果是：没有一种幼虫对拒食的植物产生相同的电生理标准反应；几种幼虫不嗜食的和都嗜食的植物对每种幼虫不引起同型反应；一种取食多种植物的幼虫对每种植物不产生同种感觉型；嗜食和拒食的感觉型无统一的差异。他对这种结果提出一种以交叉神经型假设(across-fiber pattern hypothesis）作为基础的模式来解释。就是说这些感器具有独特的但又有重迭部分的反应谱，植物液汁中可被识别的每一成分或它们的混合物产生独特的总反应或感觉型，它们对中枢神经系统代表不同的化学成分或混合物。一种植物是否被取食不决定于单一助食剂或拒食剂的存在与否，而决定于它的多种成分形成综合反应的整个感觉印象。

值得注意的是昆虫跗节化学感器对叶面成分的感觉识别。极大多数昆虫在取食前均对叶面进行感觉探测，由此获得是否适合于取食的信息。例如蝗虫在取食前下颚须和下唇须不停抖动，使感器与叶面接触；非食料植物外表的脂溶性物质所产生的刺激可完全抑制取食，或降低取食量。如用氯仿、丙酮、或二氯甲烷等溶剂溶去脂类物质后可使蝗虫取食（Chapman，1976）。由于叶面可积累由叶内渗出的物质，而昆虫跗节具有化学感器，所以

停留在植物上的昆虫不经咬食即可获得植物所散发的化学信息。马铃薯甲虫跗节的毛形感器有五个感受细胞，用电生理的方法可区分有糖感受细胞、阳离子和阴离子感受细胞、非食料植物的植物碱糖苷感受细胞（Stürckow, 1959）。对蚜虫的行为研究中见到它对叶面成分有感受作用（Klingauf, 1970）。蚕豆叶面有蜡质 $C_{32}H_{66}$，影响豆蚜第一次的刺吸时间。从叶面分离的根皮苷能影响蚜虫在惰性底物上的行走和刺吸（Klingauf 等，1971）。

很多植食性幼虫的食料植物是雌虫产卵时决定的。Hedin 等(1974)曾总结双翅目、鳞翅目、鞘翅目、直翅目和膜翅目刺激产卵的化学物质，它们也有引诱和助食的作用。甘蓝根花蝇 *Erioschia brassicae* 以黑芥 *Brassica nigra* 等十字花科植物为食、对黑芥子硫苷酸钾和 β 苯乙胺有产卵反应；葱蝇 *Hylemyia antiqua* 幼虫以洋葱为食，其中含有硫醚和硫醇类物质，成虫的产卵行为可为正丙基硫醚和硫醇、甲基硫醚、和正丙醇诱导产生。Staedler (1976)证明完整的胡萝卜叶表面蜡质含有能促使胡萝卜茎潜蝇 *Psila rosae* 成虫产卵的物质，可能为甲基异丁子香酚，相应的感器未确定、触角和触须的嗅觉感器并非感受此种刺激所必需的（Staedler, 1977）。

根据上述，可知近年来对植食性昆虫在选择食物时嗅觉和味觉的辨识作用是最受重视的一个领域，曾以电生理和人工饲料等技术进行了大量的工作。明显的趋势是注重植物中不同成分的综合感觉型，改变了五十年代那种认为某种“信号”刺激决定取食行为的笼统看法，即认识到中枢神经系统综合作用的重要性。Ishikawa 等(1963) 对不能区分桑叶和其它植物的桑蚕变种的研究见到电生理所显示的感觉型与正常桑蚕一致，但取食行为不同，这是一个证明中枢神经系统重要性的很好例子。而化学感觉细胞的反应特性在不同昆虫中可以很不相同，说明感觉信息在周缘神经系统存在着重要的过滤系统，这也和自然食物的成分相适应，并且到达相当精确的程度，例如寡食性的大菜粉蝶幼虫和多食性的舞毒蛾幼虫对不同植物品种、向南和向北的叶片、日光下和暗处生长的叶片在取食量方面均可有所不同。因此，目前认为昆虫依仗各类感器寻找营养上最适的食物并非凭单一的关键刺激，而是要从其环境和所接触的东西获得错综复杂的感觉信息，然后在中枢神经系统进行综合整理，根据遗传特性和当时的生理状态来产生外导神经信号以引起具种类和个体特点的行为反应。

四、取食量的调节控制

要表明植食性昆虫对某种植物是否嗜食，一般均用一定时间内的取食量来反映；而植物的营养效应，确和取食量有密切关系。但昆虫的取食系由几种不同部分组合而成的活动，每一部分均借专一神经通道的特异刺激所触发和调节，所以机制比较复杂。目前已认识到对感器的电生理测定仅能获得部分资料，不能解决整个取食的复杂行为系统的最终表现。应该对组成取食的各部分活动进行分析，在具咀嚼口器的种类中包括咬、吞噬、以及食物在消化道某些部分的暂时贮存经过；在刺吸口器的种类中包括口针的活动，唾液的分泌，吸泵的收缩等。对于嗜食植物停止取食，一般是饱的反映，是虫体内部的抑制作用，由很多可能目前尚未查明的感觉内导通过中枢神经系统的综合作用而决定最后反应。饿则有取消这种抑制作用的效应。

具咀嚼口器的昆虫咬的动作不一定与取食有联系。但某些原来与取食无关的刺激可

导致取食。导致咬的动作使下颚味觉感器与所咬的物质接触而使其感受刺激，由此建立来自不同部分的感觉通道。在取食时咬的动作可由气味的刺激所引起或抑制；无气味时可由触觉所引起，取消嗅觉感器并不能阻止咬的发生。所以适宜的嗅觉和触觉刺激可作为诱食因素。吞咽并非咬的必然结果，刺激内唇感器可开始或抑制吞咽动作。但一顿取食多少，还在消化道内存在着其它的调节机制，这一过程在飞蝗中曾被研究过（Bernays 和 Chapman，1973）。

飞蝗在食物充足时取食是明显分顿的，两顿之间停歇较长时间，常达一小时。每顿的取食量决定于停歇时间的长短，但在每顿结束时前肠中的食物总量大体相同。如果调节食物的供应使前肠有时间出空然后给食，取食量便很一致。由此可见存在着调节取食活动的机制。

试验证明消化道中已无食物的蝗虫在取食时用前肠贮存食物，中肠是空的。前肠被食物最后充满的部分是嗉囊的最前端，此区域的拉伸感器控制取食量，因为切断分布到此感器的后咽神经与额神经节的联系能造成过量的取食。当食物不适宜时仅取食少量食物，这时前肠的膨胀不参与取食量的调节作用。

飞蝗与取食液体食物的蝇类等昆虫不同，体壁感器的反馈作用对调节取食量并不重要。这是因为蝗虫取食后消化道的膨胀能压缩气囊的体积，所以对身体的体积影响很小。以蝇类的情况（Gelperin，1966，1971）作为对照，可知飞蝗取食量的调节机制包括口器化学感器的感觉内导和前肠拉伸感器的抑制内导在中枢神经系统的综合作用决定取食结束的时间。不同食料植物在前肠内的比例以及同种植物的不同生长阶段对此均有影响，说明口器的化学感器的感觉内导在起作用。这种内导对拉伸感器的内导可能起调节作用。同样，飞蝗个体的以前经验可改变反应：例如习惯于取食小餐的个体，它们的前肠拉伸感器本身的反应或中枢神经系统的综合作用起了改变。此外，还见到取食麦芽的飞蝗嗉囊膨胀不调节取食量，割断后咽神经不能诱导增加取食量。凡此种种，均表明对取食量的调节因素相当复杂，并在不同昆虫中很不相同。

五、营养效应

十多年前，昆虫学家对植物的基本代谢产物和次生代谢产物在植食性昆虫食性中所起的作用有不同意见。主张次生物质起主要作用的人认为这些物质有植物种类的特异性，它们的意义应从自卫或与取食植物的动物的关系来理解。并且绿色植物的极大多数均含有昆虫营养所需要的二十种到四十种营养成分，如果能够取食足够的份量，必定可以促成正常的生长发育和生殖。后来，通过扩大研究范围和内容，结果不否认次生物质在昆虫与植物关系中占有重要位置，但不再坚持它们在决定昆虫食性中是主要因素。一方面是因次生和基本代谢产物的界线并非绝对的，某些所谓次生物质在基本代谢中的重要性逐渐被了解，它们可作为贮存物质而被动用到基本代谢途径中去（Luckner，1972）；另方面是查明植物中主要营养成分的质与量的差异程度比以前想象的要大，特别是环境因素和不同生长期影响的结果。而且愈来愈多的观察表明营养成分在昆虫选食的初期是起作用的，不同昆虫能感觉它们。能取食不含原食料植物"信号"物质的半纯人工饲料的昆虫种类有马铃薯甲虫、烟草天蛾幼虫、棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella*、大菜粉蝶幼虫、豌豆蚜

Acyrthosiphon pisum 等 (Schoonhoven. 1968)，这便支持这些昆虫在选食时普通的营养成分可起主要作用的说法。以下就不同植物在营养成分上的差异和它们被消化利用的程度不同对昆虫的影响加以说明。

1. 植物营养成分的差异对昆虫的影响

植物营养成分对昆虫食性的影响需有较长的观察时间和从食性的涵义来衡量方能被认识清楚:即食性相当于植食性昆虫可依靠何种植物来建立种群的规律(钦俊德,1962)。植食性昆虫对食料植物的选择,除上述的感觉辨识作用外,还有在营养代谢上的反应,表现于能否依靠某种植物建立种群,这当然涉及能否在这种植物上进行正常生长发育和生殖。

对于植物的生化分析虽表明绿色植物一般都有昆虫营养所需的成分，但在质和量上可有明显的区别，其幅度足以影响昆虫的生长发育和生殖。例如马铃薯甲虫以某些茄科植物作为食料;如用不同生长期的马铃薯、不同品种的番茄、茄及 *Solanum carolinense* 饲养,见到初孵幼虫在嫩马铃薯叶上生长发育最快;在其它植物上，特别是老的植株上幼虫期延长，成虫的体重和成活率在不同植物上也不相同。马铃薯嫩叶的乙醇提取物中含氨基酸种类最多,必需氨基酸的量最大(Cibula 等，1967)。

最有说服力的例子是不同豌豆品种对豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 的影响 (Auclair, 1976)。从植株顶端蚜虫取食的部分用水提取氨基酸的结果表明 21—24 种水溶性氨基酸的含量在有抗虫性的四种豌豆中要比无抗虫性的四种低一半,对蚜虫营养必需的 10 种氨基酸和天门冬酰胺、谷酰胺也是如此。 van Emden (1972) 见到生长在抱子甘蓝的桃蚜 *Myzus persicae* 和甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 的平均相对生长速度与这两种酰胺的浓度呈正相关。以后的试验表明抗虫品种上的蚜虫取食量为非抗虫品种上的 68%，故蚜虫在抗虫甘蓝上对含氮物质的摄取量要低得多，生长和生殖也显著延迟和降低。所受到的影响非但是由于取食少，同时也因各类氨基酸的相对浓度不同而可能导致营养的不平衡和助食作用降低。所以在自然情况下对食料植物的选择,或对于植株上取食部位的选择,最后是蚜虫种群的建立,显然受到植物营养价值的影响,其中氨基酸可能起重要作用。

农作物植株的化学成分显然受自然因素和人为因素的影响。前者包括农作物的品种、植株的部位、生长期和老熟程度、膨压、渗透压、生长条件和环境因素如日光、温度、湿度、风等;后者包括农业化学物质的使用如肥料、杀虫药剂、除草剂、杀菌剂等。所有这些复杂因素均能分别地或综合地影响植株内的化学变化,从而改变它们的营养价值,对于昆虫产生有益或不利的影响。植株或其各部分的定性定量变化，可反映于如下成分的含量:蛋白质和氨基酸、糖类、维生素、脂类、甾醇、矿物质;这样,非但改变植株内的营养成分,并且也影响对昆虫有引诱或驱斥作用的次生物质。

昆虫对植物这些变化的反应,可显示于产卵量、生殖、寿命、体重、生长速度、体形大小等。有时滞育和型(如蚜虫或飞虱的翅型)的变化，也直接和食物中此类差异有相关性 (Harrewijn, 1977)。这些反应可人为操纵,有时可加以选择用来控制害虫的种群数量。

根据这样的观点出发，应加强植物本身的营养条件对其化学成分影响的研究。Singh (1970) 总结 60 年代很多观察研究的结果，见到植物的营养条件对植食性昆虫和螨类的影响有如下的特点:缺少氮、磷、钾对蚜虫和红蜘蛛的生长不利,其中以缺氮的影响最大,

而缺磷和缺钾对叶片组织内的氮和碳水化合物含量有间接影响；叶组织中可溶性碳水化合物和氨基酸的种类和数量决定植物对昆虫的抗性。

以前对植食性昆虫食性的研究，一般都比较注意查明决定选择食料植物的因素，因此用寡食性的昆虫比较多，研究的目的多数在于确定和分离有助食作用的或决定嗜食的因素；而对多食性的种类则较少注意。但要查明营养成分在选择食物中的重要性，某些多食性昆虫是良好的研究材料，它们的食料植物的范围被认为决定于植物中是否有拒食因素的存在；如果确是如此，在消除拒食因素之后，它们的反应便取决于营养因素；而对于这些昆虫使用人工饲料比较方便，可以解决很多问题。

典型多食性的种类亚热带粘虫 *Prodenia eridania* 曾被饲养在属于 32 科 64 属的 74 种植物上来研究过（Soo Hoo 和 Fraenkel, 1966 a）。它对 8 种植物拒食，25 种少量取食，41 种能以不同程度促使生长。有的拒食植物如制成干粉，混在由琼脂和酪蛋白等制成的人工饲料中，幼虫便可取食较多，说明植物的拒食作用可能由物理性状造成；如红橡 *Quercus rubra* 便是这样，新鲜橡叶质硬，幼虫无法大量取食，因而无法存活。其它不能维持存活的植物如番薯花 *Petunia hybrida* 和白花除虫菊 *Chrysanthemum cineraefolium* 是因其中含有对幼虫有毒的成分。欧洲防风 *Pastinaca sativa* 和蕨 *Nephrolepis exaltata* 是因含有拒食物质，故有拒食作用。对 41 种能促使幼虫生长的叶片的分析表明它们的蛋白质含量有很大差异，最高的为马铃薯，占干重的 45.69%，较低的为旱芹 *Petroselinum crispum*，占干重的 18.94%。但嗜食植物蛋白质含量的变异范围为 15.38% 到 45.69%，平均为 30.28%；中等程度嗜食的为 16.69% 到 36.50%，平均为 24.96%；嗜食差的为 15.31% 到 32.25%，平均为 22.78%。一般不嗜食的为 14.25% 到 26.56%，平均为 18.80%。因此，嗜食性似乎与蛋白质含量有相关性。嗜食的和嗜食差的或不嗜食的植物平均蛋白质含量差异显著；而嗜食的和中等程度嗜食的，以及中等程度嗜食的、嗜食性差的和不嗜食的差异不显著。促使生长的植物其蛋白质含量的差别与此类似：有良好促进作用的和有中等程度促进作用的差异不显著，但和促进作用差或无促进作用的差异显著。后述三种之间差异不显著。当然，蛋白质含量本身仅为决定嗜食的很多因素之一；如果有拒食物质或有毒物质同时存在，或物理性状不适合，即使蛋白质含量高仍不能引起嗜食或促进生长。

2. 植物的消化利用程度不同对昆虫的影响

根据上述，可知不同植物或同种植物中化学成分的变化幅度足以影响昆虫取食、生长发育和生殖等过程。其中值得注意的是这种变化造成营养成分的缺乏或不平衡，含水量低和纤维素多使昆虫的消化作用受到阻碍，同时也影响对食物利用的程度。关于这方面有两个最好的证据：一是对寡食性的烟草天蛾的试验（Waldbauer, 1962, 1964），另一是对多食性的亚热带粘虫的试验（Soo Hoo 和 Fraenkel, 1966b）。

烟草天蛾幼虫嗜食某些茄科植物，如番茄、马铃薯、烟草等。当下颚化学感器用切去触须的方法失去作用后便能取食原来不嗜食的植物，如蒲公英（*Taraxacum*）、牛蒡（*Arctium*）、玄参科的毛蕊花（*Verbaseum*）、梓（*Catalpa*）等。它的食料植物范围扩大，能使我们更好地比较它对不同植物的消化利用情况。试验的结果表明幼虫以毛蕊花为食时生长率低，不到以番茄叶为食时的一半，喂食牛蒡的也比较差；这是因为这两种植物的取食量虽不同

(比番茄的稍高),但消化率和食物转化率都低的缘故。梓叶的转化率非常低,与番茄和蒲公英相比营养效应差,至少部分是由于消化率低。此外,取食茄科植物时的营养效应也不相同:取食番茄叶时取食量比马铃薯叶大,但消化率和转化率均不及取食马铃薯叶,因此幼虫的生长率也较低。

以 13 个科的 18 种植物饲养多食性的亚热带粘虫,测定五龄幼虫的摄食率、消化率、摄取的食物及消化的食物转化为身体成分的效率。其中有10种植物的转化率很高。有的植物不能良好促进生长是下列某原因或综合因素造成的:摄食率低,消化率低,转化率低。消化率可从 36% 到 76% 不等;转化率自 16% 到 56% 不等。不同植物的效果不同:金鱼草 *Antirrhinum* 消化好,但取食少,不能很好生长;苹果叶和榆叶的取食量高,消化率低,转化率低;它们的营养效应均差。只有菜豆叶取食量高、消化率高、转化率高,营养效应好。它的转化率如为 50%,即 2 克消化物质使体重增加 1 克,这远比恒温动物如鸡、猪等的高,它们的最高转化率为 25%。在优良的食料植物中,取食量和转化率成为负相关。其它影响的因素有含水量和蛋白质含量等。Fukuda 等 (1961) 见到桑蚕取食含氮 3.14% 的桑叶比取食含氮 2.67% 的桑叶多。一般能维持本身良好生长的植物含有更多的蛋白质,与不能维持的植物相比差异显著。苹果与榆等树叶因含水量低,故营养价值低;另外还可能因含纤维素多,而很多植食性昆虫的纤维素酶活性低,树叶细胞壁厚,纤维素多,机械隔离使消化酶难于进入细胞,故消化较不完全。在取食量方面,对营养不足的植物常可比营养充足的高。

由此可见植物对昆虫的营养效应,其本身营养成分的含量与比例是一个因素,昆虫对它的取食量和消化利用是另一个因素,联系到光合作用效率以及成分和组织构造上不同的"C_3"和"C_4"* 植物生理形态类别(Caswell 等, 1973),不同生理生化类型的植物对昆虫食性的影响是一个非常值得注意的问题。

要附带说明的是不同昆虫对植物的消化利用不同:鳞翅目幼虫一般的食物利用率比直翅目蝗虫跳蝻高,有时可相差一倍,它们的消化率相似,但转化率不同。在鳞翅目中,桑蚕和烟草天蛾幼虫是寡食性的;前者取食桑科,后者取食茄科;它们的食性比上述的亚热带粘虫更为特化,对消化食物的转化率较高。如桑蚕对桑叶的转化率为 63%,烟草天蛾幼虫对番茄、蒲公英、和蜀羊泉 *Solanum dulcamara* 按次为 55%、53% 和 64%;而亚热带粘虫对不同植物的消化食物转化率为 16.18% 到 56.81% 不等。这说明前两种昆虫对自然食物的营养成分平衡有特殊的适应性,而亚热带粘虫的转化率平均较低,其营养需要与食物中营养成分平衡的相应性符合程度较差,因此需有较高的消化率来补偿此种缺点。

六、对有毒物质的解毒机制

植物中与昆虫食性有密切关系的次生物质有萜类、类黄酮、脂肪酸衍生物、类甾醇、糖苷、植物碱等;它们之中很多对昆虫能产生感觉刺激,有的作为昆虫辨识食料植物的"信号"物质,但一般对昆虫的细胞或组织多少是有毒性的(Swain, 1977)。毒性较大的能以少量杀死昆虫,如烟碱、鱼藤酮、除虫菊酯等,向来用作杀虫药剂。毒性较小的常因在水中溶解度小,不易排泄,故可在虫体内积累,如到达一定程度而无有效的隔离机制,也可引起中毒。

* "C_3" 植物仅具 C_3 卡尔文循环途径;"C_4" 植物具有 C_4 二羧酸固碳途径。

植食性昆虫为了适应食物中所含的有毒成分，在长期进化过程中发展了不同的免除毒害的机制。最简单的是直接排泄它们;也可积累起来集中贮藏于某些组织和器官中,如某种腺体。这些毒物可对昆虫的捕食天敌产生不利影响,如凤蝶幼虫对马兜铃酸的积累,对该虫起保护作用(Rothschild, 1973)。一部分物质可被代谢转化为对昆虫有重要生理效应的成分，蜕皮素便是一个例子。蜕皮素在虫体内的生物合成可从27碳的胆甾醇开始；而植物主要含29碳的甾醇类物质；对此，昆虫具有酶系使它们脱烷基转化为27碳分子，然后通过颇为复杂的代谢途径转化为蜕皮素。昆虫不能合成甾醇类物质，这是它们必须从食物中摄取的原因(Morgan 和 Poole, 1977)。近来的研究表明有些昆虫的性外激素也是从食料植物的次生物质经一定的代谢加工而形成的。最突出的例子是斑蝶 Danaus 属的雄蝶取食紫草科(Boraginaceae)的天芥菜属 *Heliotropium* 和蝶形花科(Papilionaceae)的野百合属 *Crotolaria* 植物上含双吡咯烷(Pyrrolizidine)酯的植物碱,以后在虫体内转化为一种有挥发性的称为斑蝶酮(danaidone)的2, 3-二氢-7-甲基-1-氢-双吡咯酮(2, 3-dihydro-7-methyl-1-H-pyrrolizine-1-one)。此物质积累在雄蝶腹部的毛刷上,在与雌蝶交配前散播在雌蝶前作为性外激素的一部分(Schneider, 1977)。

关于昆虫对毒物的代谢解毒机制，在五十年代曾为 Smith (1955) 综评过,他指出结合作用和氧化的重要性。近年来某些昆虫消化道和其它组织中解毒酶类的作用受到注意。最重要的是细胞微粒体所含的多功能氧化酶。在哺乳动物、鸟类、鱼类肝脏的微粒体多功能氧化酶能促使硫醚的氧化,脂族、芳香族、脂环族的羟化、脱烃作用、环氧化作用;所作用的底物种类很多；作用的目的在于促使它们迅速排除和降低其毒性。现已查明这种酶类也存在于鳞翅目幼虫中，以中肠组织的活性较高。昆虫对很多人工合成的有机杀虫药剂出现抗药性，药剂在昆虫的一定遗传基础上诱导这些酶的活性是一个重要原因。这种酶类在昆虫演化历史中起源极早,远在有机杀虫剂出现之前,主要功能是对食物中的有毒成分起解毒作用。Krieger 等(1971) 曾测定了35种食性不同的鳞翅目幼虫中肠组织的酶活性,见到酶的环氧化作用活性顺序为多食性种类大于寡食性,而寡食性大于单食性。同种幼虫饲养在不同植物上酶活性差异不显著。夜蛾 *Panthea furcilla* 取食含有大量萜类物质的松柏科植物，所以酶活性很高。Gordon (1961) 早就指出多食性全变态种类的幼虫盛食期对接触杀虫药剂有特别高的抗性，可能是对它们的食料植物多样性所引起的生物化学压力长期选择和忍耐性的结果。所以植食性昆虫的食性和多功能氧化酶活性之间存在着相关性。

半翅目昆虫的唾液腺和唾液含有氧化酶。Miles (1972) 认为这种酶类有解毒作用。他以为不论以植物或以昆虫为食的半翅目种类常可在食物中遇到酚类物质，唾液中含氧化酶可使有毒的酚类和醌类氧化成不溶性的聚合物而丧失活性,这对于取食的昆虫有利。

植物在长期进化中形成各种反映种类特异性的次生物质很多对昆虫有毒性，这是昆虫必须克服的一个严重障碍。单食性昆虫专门取食一种植物，对克服其中的毒物仅需消耗较少的物质和能量,而多食性种类有可能遇到更多的毒物种类，并且含量参差不齐，在有些植物中可以含量很高。因此,它们所受到的生理生化压力很大,在进化过程中有向寡食性和单食性发展的趋势，是一种自然适应现象。正如 Ehrlich 和 Raven (1964) 所指出的那样，可能潜在的食物多数在营养上有一定程度的不平衡，如要作为食料植物,在昆虫

方面须有代谢作用上的调整能力，这也是它们趋向于限定取食原来的食料植物，逐渐发展为寡食性的原因。

七、结论与展望

以上所谈的是根据昆虫在觅食时寻找植物、以及到达植物以后取食以进行营养的整个过程所涉及的昆虫生理问题。最后衡量食性的标准，应是在于某种植物能否适合某种昆虫建立种群。昆虫为了能在某种植物上建立种群，必须对此植物的基本代谢产物能够正常地、较好地利用，对次生物质能够很好地适应，非但能避免或发展代谢机制不受其毒害，并可用来作为"信号"，借以辨识已习惯的食料植物。它的感觉辨识能力和神经综合作用是和营养需要、以及代谢适应相统一的。这也是从原始的多食性向寡食性发展的原因，或可看作机能进化的必然结果。

最近十多年来有关植食性昆虫食性的研究进展很快。主要在于进一步探索了化学感觉在选择食物中所起作用的特点和明确了营养在食性中所占的重要地位，其中电生理和人工饲料技术的发展作出很大的贡献。目前的趋势是强调对复合刺激的感觉型和中枢神经系统的综合作用以替代十多年前的单纯"信号"刺激的选食理论。由于食性的问题涉及的面比较广，非但要查明昆虫本身的生理生态和遗传进化，同时须联系植物的化学和生理，以及环境因素如温度、水分、光照等的影响。对于这些方面的研究，发展是不平衡的。近年来对植物化学有了很大进展，改变了以前对很多地方处于无知的状态，如某些植物被昆虫取食后所产生的蛋白酶抑制物质（Ryan 和 Green, 1974）等。植物光合作用效率以及组织构造上的差异可能与昆虫食性密切有关。但不论对昆虫或对植物的知识中还有很多重要的空白点，昆虫对食物的代谢适应的幅度便是一个例子。此外，学科分工过细，研究工作者的偏见和眼光狭隘所造成的缺点，也可在这复杂的研究领域中显示出来。已知在高等动物中，营养的效果可从取食等行为活动反映出来；例如鸡在食物氨基酸不平衡时降低取食量。在昆虫中，由于流行强调化学感觉的重要性，所以如有营养因素促使食欲下降所显示的取食反应，便极易与有拒食成分的存在相混淆。

Hinton (1977) 指出昆虫纲所以能发展成为地球上的优势动物，与气管系统的产生、体壁的形成、翅的发生、以及全变态发育过程的产生有密切的关系。作者认为昆虫适应以高等植物作为食料对这种发展同样是有重大影响的；植物非但供应昆虫食物，并也提供多种多样的小生境，在温带地区影响昆虫种群数量的季节消长。所以植食性昆虫的食性是一个重大的生物学问题。目前研究的对象，范围虽有很大扩展，但仍属有限，比较注意有经济重要性的种类。如 Kogan (1977) 所列的六种模式，可能只是其中很小的一部分，而且作为一种模式，其标准应更进一步从生理生态和遗传进化来考虑，所以今后还有大量的工作要做，并且应发展相应的新的研究技术。

总之，昆虫与植物的关系是多方面的，其中昆虫的食性起着主导作用，这问题非但与昆虫和植物的生理和生物化学有密切的关系，并涉及两者的遗传进化，同时也是陆生的生物群落学的一个重要领域，它在相当大的范围规定了群落中能量转化的途径。关于植食性昆虫的食性的研究在理论上内容丰富，在农林生产上的意义也十分重大；因此，可以预料它是有着美好的发展前景的。

参 考 文 献

钦俊德 1962 植食性昆虫的食性和营养　昆虫学报 **11**(2):169—85。

Auclair, J. L. 1976 Feeding and nutrition of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, with special reference to amino acids. *Symp. Biol. Hung.* 16: 29—34.

Bernays, E. A. & R. F. Chapman 1973 The regulation of feeding in *Locusta migratoria*: internal inhibitory mechanisms. *Ent. exp. & appl.* **16**: 329—42.

Caswell, H. et al. 1973 Photosynthetic pathways and selective herbivory: a hypothesis. *Amer. Nat.* **107**: 465—80.

Chapman, R. F. 1974 The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: a review. *Bull. ent. Res.* **64**: 339—63.

———— 1976 The role of the leaf surface in food selection by acridids and other insects. In "Colloques internationaux du C. N. R. S. no. 265 —— Comportement des insectes et melieu trophique." pp. 133—49.

Cibula, A. B. et al. 1967 Relationship of free amino acids of some solanaceous plants to growth and development of *Leptinotarsa decemlineata*. *Ann. ent. Soc. Amer.* **60**: 626—31.

Dethier, V. G. 1973 Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. II. Taste spectra in relation to food-plant discrimination. *J. comp. Physiol.* **82**: 103—34.

Dethier, V. G. 1976 The importance of stimulus patterns for host-plant recognition and acceptance. *Symp. Biol. Hung.* **16**: 67—70.

Dethier, V. G. & L. M. Schoonhoven 1969 Olfactory codtion by lepidopterous larvae. *Ent. exp. & appl.* **12**: 535—43.

Ehrlich, P. R. & P. H. Raven 1964 Butterflies and plants: A study in co-evolution. *Evolution* **18**: 586—608.

van Emden, H. F. & M. J. Way 1973 Host plant in the population dynamics of insects. In "Insect/Plant Relationships" ed. H. F. Emdem, pp. 181—99.

van Emden, H. F. 1972 Aphids as phytochemists. In "Phytochemical Ecology" ed. J. B. Harborne. Acad. Press.

Fraenkel, G. 1959 The raison d'etre of secondary plant substances. *Science* **129**: 1466—70.

Fukuda, T. et al. 1961 Contributions to silkworm biochemistry —— XXIV. Breakdown and biosynthesis of amino acids during the development of *Bombyx mori*. *Arch. intern. Physiol. Biochem.* **69**: 701—19.

Gelperin, A 1966 Control of crop emptying in the blowfly. *J. Insect Physiol.* **12**: 331—45.

———— 1971 Regulation of feeding. Ann. Rev. Ent. **16**: 365—78.

Gordon, H. T. 1961 Nutritional factors in insect resistance to chemicals. *Ann. Rev. Ent.* **6**: 27—54.

Gregary, P. H. 1973 The microbiology of the atmosphere. Leonard Hill.

Hamamura, H. 1970 The substances that control the feeding behavior and the growth of the silkworm, *Bombyx mori* L. In "Control of insect behavior by natural products." ed. D. L. Wood, R. M. Silvestein and M. Nakajima. Acad. Press.

Hanson, F. E. 1976 Comparative studies on induction of food choice preferences in lepidopterous larvae. *Symp. Biol. Hung.* **16**: 71—7.

Harrewijn, P. 1977 Nutritional aspects of development and wing dimorphism in the aphid *Myzus persicae*. Doctor thesis of University of Amsterdam, Holland.

Harris, P. 1973 Insects in the population dynamics of plants. In "Insect/Plant Relationships." ed. H. F. van Emden.

Haskell, P. T. and L. M. Schoonhoven 1969 The function of certain mouthpart receptors in relation to feeding in *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides*. *Ent. exp. & appl.* **12**: 423—40.

Hedin, P. A. et al. 1974 Insect plant attractants, feeding stimulants, repellents, deterrent, and other related factors affecting insect behavior. In "Proc. Summer Inst. on Biol. Contr. of Ins. and Pl. Dis." ed. F. G. Maxwell and F. A. Harris, pp. 494—527. Univ. Press, Mississippi.

Hinton, H. E. 1977 Enabling Mechanisms. *Proc. 15th intern. Congr. Ent.* 1976. pp. 71—83.

Howe, W. L. et al. 1976 Western corn rootworm adult and spotted cucumber beetle associations

with *Cucurbita* and cucurbitacins. *Environ. Ent.* **5**: 1042—8.

Ishikawa, S. et al. 1963 Responses of the chemoreceptors of maxillary hairs in a "non-preference" mutant of the silkworm. *J. Sericult. Japan* **32**: 125—9.

Ishikawa, S. et al. 1969 Chemosensory basis of host plant selection in the silkworm. *Ent. exp. & appl.* **12**: 544—54.

Jermy, T. 1966 Feeding inhibition and food preference in chewing phytophagous insects. *Ent. exp & appl.* **9**: 1—12.

———— 1976 Insect-hostplant relationship —— Coevolution or sequenteal evolution? *Symp. Biol. Hung.* **16**: 109—13.

Jermy, t. et al. 1968 Induction of specific food preference in lepidopterous larvae *Ent. exp. & appl.* **11**: 211—30.

Kennedy, J. S. 1976 Hostplant finding by flying aphids. *Symp. Biol. Hung.* **16**: 121—3.

———— 1977 Olfactory responses to distant plants and other odor sources. In "Chemical control of insect behavior" ed. H. H. Shorey and J. J. McKelvey. John Wiley & Sons. pp. 67—91.

Kieger, R. I. et al. 1971 Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: An evolutionary answer to plant defenses. *Science* **172**: 579—81.

Klingauf. F. 1970 Zur Wirtswahl der grünen Erbsenlaus, *Acyrthosiphon pisum*. *Z. angew. Ent.* **65**: 419—27.

Klingauf, F. et al. 1971 Einfluss einiger Wachskomponenten von *Vicia faba* auf das Wirtswahlerhalten von *Acyrthosiphon pisum*. *Z. Pflkrankh. Pflshutz.* **78**: 641—8.

Ma W C. 1977 Alteration of chemoreceptor function in armyworm larvae (*Spodoptera exempta*) by a plant-derived sesquiterpenoid and by sulfhydryl reagents. *Physiol. Ent.* **2**: 199—207.

Maxwell. F. G. 1972 Host plant resistance to insects —— nutritional and pest management relationships. In "Insect and mite nutrition" ed. J. G. Rodriguez. pp. 599—609.

McIndoo, N. E. 1929 An insect olfactometer. *J. econ. Ent.* **19**: 545—71.

Miles, P W. 1972 The saliva of Hemiptera. In "Advances in insect physiology" vol. 9, ed. J. E. Treherne, M. J. Berridge and V. B. Wigglesworth.

Moericke, V. et al. 1975 Visual stimuli eliciting attraction of *Rhagoletis pomonella* flies to trees. *Ent. exp. & appl.* **18**: 497—507.

Morgan, E. D. and C. F. Poole 1977 Chemical control of insect moulting. comp. Biochem. Physiol. 57 B: 99—109.

Nakanishi, K. 1975 Structure of the insect antifeedant azadirachtin. In "Recent Advances in Phytochem." vol. 9, pp. 283—98. ed. V. C. Runeckles.

Rothschild, M. 1973 Secondary plant substances and warning coloration in insects. *Symp. roy ent. Soc. London* no. 6, pp. 59—83.

Ryan, C. A. and T. R. Green 1974 Proteinase inhibitors in natural plant protection. *Rec. Adv. Phytochem.* **8**: 123—40.

Saxena, K. N. and R. C. Saxena 1975 Patterns of relationships between certain leafhoppers and plants. Part III. Range and interaction of sensory stimuli. *Ent. exp. & appl.* **18**: 194—206.

Schneider, D. 1977 Plant alkaloids as pheromone precursors in danaid butterflies. *Colloq. intern.* du C. N. R. S. no. 265, pp. 353—6.

Schoonhoven, L. M. 1967 Loss of hostplant specificity by *Manduca sexta after* rearing on an artificial diet. *Ent. exp. & appl.* **10**: 270—2.

———— 1968 Chemosensory bases of host plant selection. *Ann. Rev. Ent.* **13**: 115—36.

———— 1969 Gustation and foodplant selection in some lepidopterous larvae. *Ent. exp. & appl.* **12**: 555—64.

———— 1973 Plant recognition by lepidopterous larvae. *Symp. roy. ent. Soc. London* no. 6, pp. 87—99.

Smith, J. N. 1955 Detoxication mechanism in insects. *Biol. Rev.* **30**: 455—75.

Singh, P. 1970 Host-plant nutrition and composition: Effects on agricultural pests. *Information Bull.* no 6, Canada Dep. Agr.

Soo Hoo, C. F. and G. Fraenkel 1966a The selection of food plants in a polyphagous insect, *Prodenia eridana*. *J. insect Physiol.* **12**: 673—710.

———— 1966b The consumption, digestion, and utilization of food plants by a polyphagous insect, *Prodenia eridana*. *Ibid.* **12**: 711—30.

Staedler, E. 1977a Sensory aspects of insect plant interaction. *Proc. 15th intern. Congr.* Ent. 1976, pp. 228—48.

———— 1977b Host selection and chemoreception in the carrot rust fly (*Psila rosae*): Extraction and isolation of oviposition stimulants and their perception by the female. *Colloq.* intern. du C. N. R. S. no. 265, pp. 357—70.

Staedler, E. & F. E Hanson 1978 Food discrimination and induction of preferences for artificial diets in the tobacco hornworm, *Manduca sexta. Physiol. Ent.* 3: 121—33.

Stürckow, B. 1959 Über den Geschmacksinn und den Tastsinn von *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Z. vergleich. Physiol.* 42:255—302.

Swain, T. 1977 The effect of plant secondary products of insect plant co-evolution. *Proc. 15th intern. Congr. Ent.* 1976 pp. 249—56.

Vaishampayan, S. M. et al. 1975 Visual and olfactory responses in orientation to plants by the green-house whitefly *Trialeurodes vaporariorum. Ent. exp. & appl.* 18: 412—22.

Waldbauer, G. P. 1962 The growth and reproduction of maxillectomized tobacco horn Worms feeding on normally rejected non-solanaceous plants. *Ent. exp. & appl.* 5: 147—58.

———— 1964 The consumption, digestion and utilization of solanaceous and non-solanaceous plants by larvae of the tobacco horn worm, *Protoparce sexta Ent. exp. & appl.* 7: 253—69.

Whittaker, R. H. 1970 In "Chemical Ecology" ed. E. Sondheimer & J.-B. Simeone. Acad. Press. pp. 43—70.

de Wilde, J. 1974 The olfactory component in host plant selection in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Symp. Biol. Hung. 16: 291—300.

Yamamoto, R. T. 1974 Induction of hostplant specificity in the tobacco hornworm *Manduca sexta*. J. Insect Physiol. 20: 641—50.

THE PHYSIOLOGICAL BASES OF HOST-PLANT SPECIFICITY OF PHYTOPHAGOUS INSECTS

CHIN CHUN-TEH

(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

The purpose of the present review is to take stock of the status of current researches on host-plant specificity of phytophagous insects. The physiological aspects of host-plant specificity are dealt with under the following headings: the orientation to the distant host-plant; sensory discrimination after contact with the plant and during ingestion; the regulation of the rate of food consumption; nutritional effect of the plant; and the mechanism of detoxication. These steps also reflect by and large the essential events in the caternary process for an insect to establish its relationship with the host-plant.

The optic and olfactory responses from a distance are exemplified with several insects to show their behavioral mechanisms and the ability in finding the proper host-plants. In many cases the stimuli eliciting responses lack host specificity but serve as a guidance to the habitat to meet the correct food. After contact with the plant and during ingestion chemical sensory stimuli are of paramount importance. Olfactory stimulants usually serve as feeding incitants and preconditioning factors of ingestion while gustation is important for the maintenance of the feeding. The responsive features of the chemical sensory receptors may subject to certain degree of alteration under different physiological and ecological conditions and the integration of the sensory inputs in the central nerve system is decisive in food selection; and this conclusion has been supported by many experimental evidences. The rate of food consumption is regulated by the sensory input from the mouthparts and also from the gut and other parts of the body; and the nutritional effects of different food plants are related to the nutrient compositon of the plants as well as the efficiency of digestion and metabolic conversion. In a broad sense the notion of host-plant specificity should coincide with the ability or suitability of a plant species to maintain the population growth of a phytophagous insect. Therefore the importance of the nutritonal effect and the physiological mechanisms to overcome the detrimental effects of toxicants which appear in the plants as secondary metabolites should be considered to be equal to that of sensory discrimination though they work at different stages during the interaction.